

L'organisation hiérarchique des systèmes écologiques

Hierarchical organization of ecological systems

P. Blandin*, M. Lamotte**

* Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Ecologie générale, 4 avenue du Petit Château, 91800 Brunoy, France

** Ecole Normale Supérieure, Laboratoire de Zoologie, 46 rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05, France

Résumé

Après une analyse de la valeur heuristique et des limites du concept d'écosystème, quelques problèmes rencontrés par la théorie des niveaux hiérarchiques appliquée aux systèmes écologiques sont discutés, en particulier la notion de propriété émergente, dont on souligne le lien avec celle de coévolution. L'intérêt d'autres niveaux hiérarchiques que celui de l'écosystème est ensuite envisagé. On analyse plus spécialement les concepts de cénon et d'écomplexe récemment proposés pour désigner, le premier un niveau se situant entre ceux de la population et de l'écosystème, le second un niveau supérieur à ce dernier.

Summary

After a critical evaluation of the heuristic value of the ecosystem concept, some aspects of the theory of hierarchical levels when applied to ecological systems — i.e. the idea of «emergent properties» — are discussed. The interest of ecological levels other than the ecosystem is then considered. Two recent concepts are emphasized: the concept of cenon, used to point out groups of strongly interacting species within ecosystems, and the concept of ecomplex, which corresponds to interacting ecosystems at the landscape scale.

Introduction

Dans la préface à la seconde édition de son livre «*Fundamentals of Ecology*», ODUM (1959) soulignait la transformation de l'Ecologie, qu'il voyait évoluer d'une approche essentiellement descriptive vers une démarche fonctionnelle. En réalité, depuis la fin du XIX^e siècle, des hydrobiologistes comme FORBES, THIENEMANN, JUDAY et HUTCHINSON avaient déjà mené des recherches de type fonctionnel sur des lacs. C'est cependant LINDEMAN, héritier de ces pionniers, qui, dans son article de 1942, a marqué le début de ce qui a été pour l'Ecologie une profonde révolution scientifique. Donnant un contenu opérationnel au concept d'écosystème proposé par TANSLEY en 1935, la conception trophico-dynamique de LINDEMAN, popularisée par ODUM, fut à l'origine d'un

immense mouvement de recherches sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes du globe. Ce mouvement s'est particulièrement développé dans le cadre du Programme Biologique International, dont on ne soulignera jamais assez la fécondité. Indiscutablement, le concept d'écosystème, associé à celui de dynamique trophique, a joué le rôle d'un véritable paradigme au sens de KUHN (1970).

En lien étroit avec les recherches de type P.B.I., et grâce au développement des ordinateurs, s'est constituée une école de modélisation cherchant à simuler les traits fonctionnels majeurs des écosystèmes. Grâce encore aux ordinateurs, une Ecologie «théorique» ou «mathématique» s'est efforcée de modéliser des mécanismes écologiques fins, tandis qu'une Ecologie «statistique» développait des méthodes de traitement de données. ALLEN et STARR (1982) ont critiqué ces différentes écoles scientifiques, en écrivant: «L'approche théorique est handicapée par ses hypothèses simplificatrices, l'approche statistique, dans son utilisation des moyennes, est de moins en moins justifiée, et l'approche par simulation est limitée financièrement et technologiquement...».

Considérant que l'on ne peut se contenter de simplifications excessives et que la complexité des systèmes écologiques doit être prise en compte comme un fait fondamental, ALLEN et STARR (1982) ont proposé l'analyse hiérarchique comme voie d'approche correcte de ces systèmes. Certes, l'idée d'une organisation hiérarchique du monde n'est pas neuve, et TANSLEY (1935) lui-même écrivait que les écosystèmes «ne forment qu'une catégorie parmi la multitude des systèmes physiques qui vont de l'univers en son entier jusqu'à l'atome». Pourtant, les propositions d'ALLEN et STARR sont riches de perspectives, et l'on doit se demander si le paradigme écosystémique ne doit pas laisser sa place à d'autres, à l'occasion d'une nouvelle révolution scientifique de l'Ecologie.

Sans prétendre répondre pleinement à cette question, nous tenterons de cerner ce qu'a été et ce qu'est peut-être encore la valeur heuristique du concept d'écosystème. Puis, après une présentation de quelques aspects théoriques liés à l'approche hiérarchique, nous étudierons l'intérêt d'autres niveaux hiérarchiques que celui de l'écosystème.

I. Intérêt et limites du concept d'écosystème

A. Le concept et sa valeur heuristique

Sans doute l'Ecologie ne serait-elle pas devenue une discipline majeure sans la dynamique de recherche qu'a favorisée l'émergence du concept d'écosystème. Si TANSLEY, en créant le vocable, n'a pas été en mesure de lui donner un contenu très précis, il a eu en revanche ce trait de génie de le construire en utilisant le terme de système, bien avant que la théorie des systèmes n'ait pris corps: il a ainsi préparé le terrain à des recherches qui, au plan conceptuel et méthodologique, sont d'une indiscutable modernité. Toutefois, c'est incontestablement EUGÈNE P. ODUM, dans son ouvrage *Fundamentals of Ecology* plusieurs fois réédité, qui a proposé la définition la plus élaborée du concept. Dans la seconde édition (1959), ODUM écrit: «Je suis plus convaincu que jamais qu'en mettant l'accent sur le fonctionnement, l'approche en terme d'écosystème, qui considère le tout avant les parties, est bonne». L'auteur conçoit ce fonctionnement comme un ensemble d'échanges de matériaux, ce qu'exprime bien sa définition:

«Toute portion de nature qui comprend des organismes vivants et des substances inertes interagissant de telle manière qu'il se produit un échange de matériaux entre les parties vivantes et non vivantes est un système écologique ou écosystème».

Les conceptions actuelles ont peu changé, comme en témoigne ce passage d'ANDERSSON (1980): «Une étude d'écosystème focalise son intérêt sur la structure et le fonctionnement de l'écosystème. Le fonctionnement est caractérisé par les processus responsables du flux d'énergie comme de ceux qui assurent la formation et le turn-over de la matière. Une étude d'écosystème qui satisfait à la pleine signification du concept requiert un effort coordonné de plusieurs disciplines en vue de décrire des processus comme les échanges d'énergie, la production végétale, avec analyse de la photosynthèse, de la respiration et de la croissance, la décomposition, le recyclage des éléments chimiques et l'activité des organismes du sol».

Curieusement, mais cela est significatif, l'auteur omet de dire ce qu'il entend par structure. Ceci tient au fait que l'écosystème est bien moins pensé comme assemblage spatial de composants que comme réseau de relations assurant des transferts de matière et d'énergie. Cette conception débouche sur des représentations sous forme de

graphes à compartiments. LINDEMAN (1941, 1942) a conçu le premier graphe faisant nettement ressortir l'organisation trophique d'un écosystème (fig. 1). Depuis, ces représentations se sont multipliées pour décrire de façon synthétique les flux de matière (biomasse, éléments chimiques particuliers) et d'énergie. La figure 2 en offre un exemple, qui en montre le caractère abstrait, en dépit des données chiffrées.

C'est indiscutablement le développement de recherches visant à déterminer les flux de matière et d'énergie qui illustre le mieux la valeur heuristique du concept d'écosystème. En effet, la nécessité de quantifier a provoqué l'éclosion de multiples méthodes de mesure des biomasses et de leurs variations à l'échelle de populations d'une extrême diversité. Les chercheurs ont dû pour cela affronter une réalité souvent difficile à cerner avec un regard très différent de celui du naturaliste classique qui observe de façon qualitative la vie des plantes et des animaux. Une Ecologie «quantitative» s'est ainsi constituée, qui a rapidement tissé des liens étroits avec la Statistique et l'Analyse des données, au point que l'on parle maintenant d'Ecologie «numérique» (LEGENDRE et LEGENDRE, 1979). Cependant, aussi fructueuse que soit l'approche «trophico-dynamique», elle n'en rencontre pas moins certaines difficultés, liées au contenu même du concept d'écosystème.

B. Les limites du concept

Dans la conception d'ODUM (1959), l'écosystème n'est pas explicitement considéré comme un ensemble d'être vivants présents dans un milieu. Les compo-

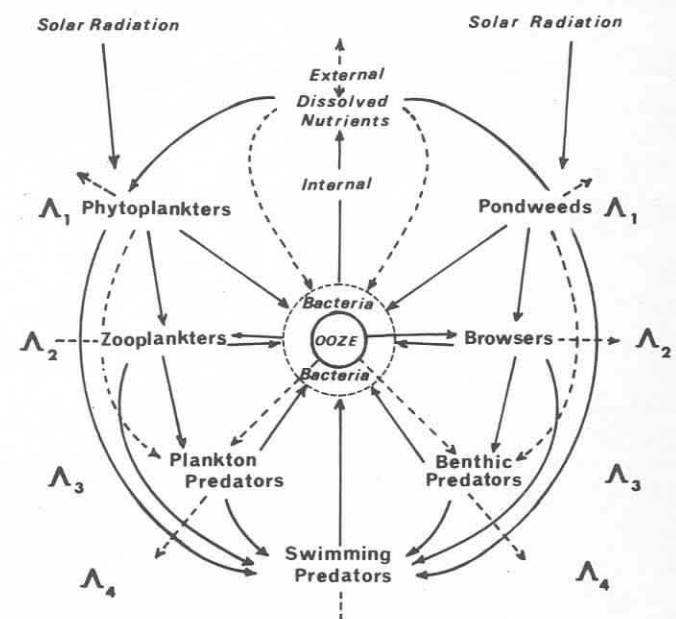


Fig. 1 - Structure générale du réseau trophique dans un lac (d'après LINDEMAN, 1941, 1942).

Generalized lacustrine food-cycle relationships (after LINDEMAN, 1941, 1942).

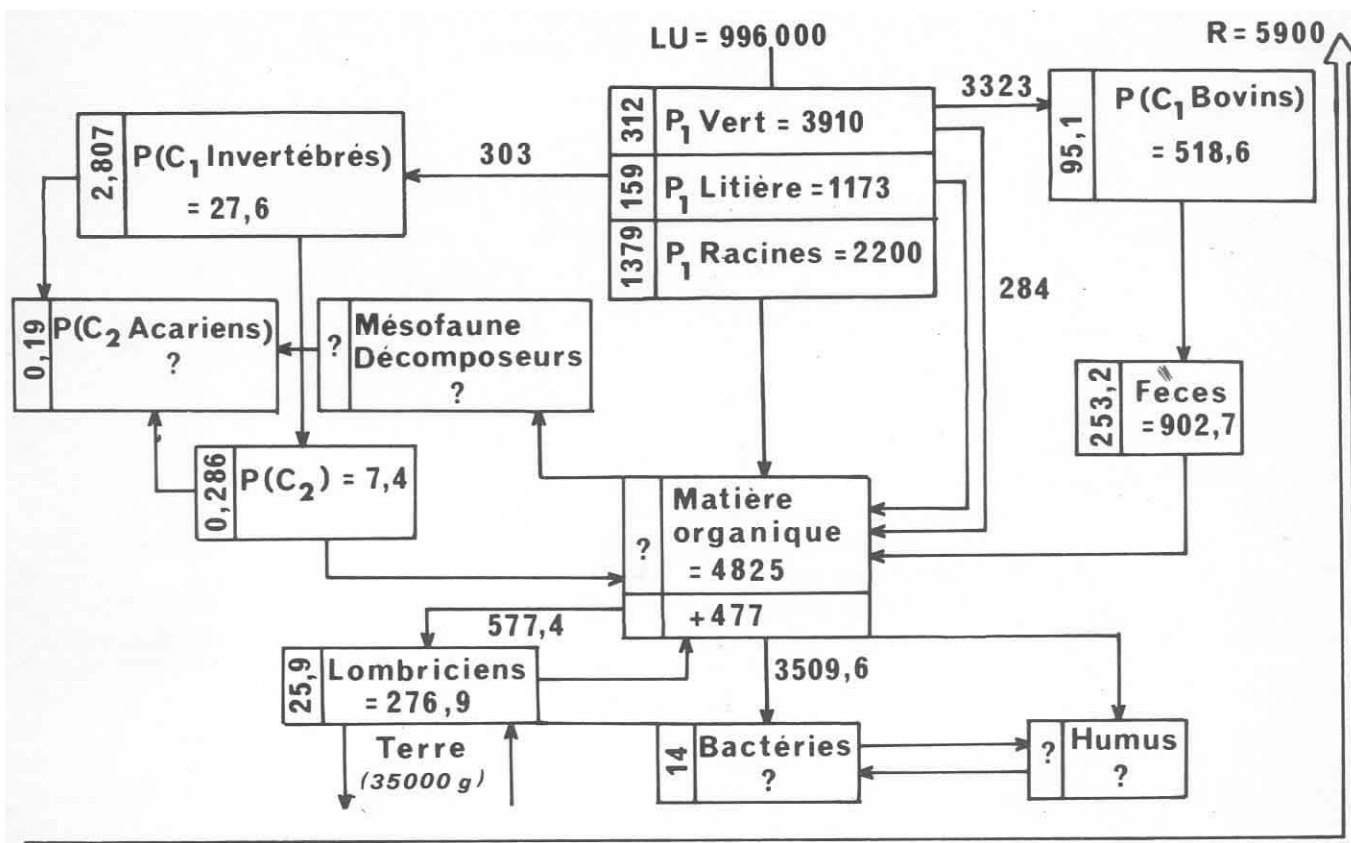


Fig. 2 - Exemple de quantification d'un réseau trophique: la prairie permanente du nord-ouest français. Les productions sont inscrites horizontalement dans les cases ($\text{kcal. m}^{-2}.\text{an}^{-1}$), les biomasses verticalement (kcal. m^{-2}). P1: production primaire. — C1 et C2: consommateurs primaires et secondaires. — R: respiration (d'après RICOU, 1978).

An example of a quantified trophic web: the permanent grassland in the French North-West. Productions are written horizontally in the compartments, the biomasses vertically. P1: primary production. — C1 and C2: primary and secondary consumers. — R: respiration (adapted from RICOU, 1978).

sants non vivants pris en compte ne sont que des substances chimiques, dites «abiotiques», les unes organiques, les autres inorganiques. Le cadre physique (le substrat, le climat) n'est présenté que comme un ensemble de contraintes extérieures, et cela — de façon très révélatrice — dans un autre chapitre que celui consacré au concept d'écosystème. Cette «non spatialité» du concept s'accompagne d'une non localisation dans le temps: l'écosystème d'ODUM est sans lieu et sans histoire.

Cependant, l'analyse des flux trophiques doit bien évidemment être faite dans des espaces et pendant des durées déterminées. L'écosystème ne peut donc être seulement conçu comme un système de relations. On voit alors l'intérêt d'une définition de l'écosystème comme «un fragment de la biosphère que l'on peut considérer comme une entité relativement autonome par rapport aux écosystèmes voisins et dont il est donc possible - c'est là l'intérêt essentiel du concept - d'analyser la structure et le fonctionnement» (BOURLIÈRE et LAMOTTE, 1978). DI CASTRI (1982) est encore plus net: «l'écosystème est une entité circonscrite dans l'espace et dans le temps».

Pour ces auteurs, le terme d'écosystème désigne donc avant tout des *objets*. Deux types de situation se présentent alors, que BOURLIÈRE et LAMOTTE (1978) résument ainsi:

«L'écosystème peut s'étendre sur de vastes surfaces, comme une forêt ou une savane, et être par suite difficile à délimiter, mais il présente alors une structure répétitive dans l'espace et peut ainsi, à une certaine échelle, être considéré comme homogène».

«Dans une seconde acception du terme, l'écosystème est un ensemble irrégulier mais bien délimité dans l'espace; c'est le cas d'un étang, si souvent pris comme exemple typique d'une communauté biologique (DUVIGNEAUD, 1980). Il s'agit au total d'une entité biologique fonctionnelle dont les divers organismes constitutifs ont entre eux des relations innombrables et forment un peuplement stable et relativement autonome».

Dans ce second cas, l'entité est plus ou moins perceptible visuellement, et l'on peut parler d'un «écosystème-volume», même si en réalité celui-ci peut être étroitement dépendant de son environnement d'un point de vue fonctionnel. Dans le premier cas, la déli-

mitation est bien plus incertaine tant au plan structural que fonctionnel, et l'idée-clé est celle d'un «écosystème-motif» à structure et fonctionnement répétitifs dans l'espace.

Dans l'un et l'autre cas, l'accent mis sur «l'homogénéité» ou «l'autonomie» fonctionnelles favorise un processus d'abstraction qui tend à extraire les objets écologiques étudiés de l'espace et du temps. Ceci est encore renforcé par le désir des chercheurs d'arriver à des résultats généralisables. Ne pouvant se payer le luxe de répéter plusieurs fois des recherches lourdes et coûteuses, les écologues en arrivent ainsi à «idéaler» leurs études, qui ne sont pourtant que des monographies, en leur reconnaissant — mais sans preuves — une certaine représentativité.

Ceci peut être à l'origine d'une dérive dangereuse de la recherche, fort bien décrite par NAVEH et LIEBERMAN (1984). L'abstraction devient la voie de la facilité, dont l'aboutissement direct est la production de modèles quantitatifs d'écosystèmes, modèles qui peuvent être très éloignés de la réalité écologique. Comme l'écrivent NAVEH et LIEBERMAN, «si cette tendance se poursuit tranquillement, on en arrivera à une situation où, au lieu de voir un bon mathématicien-modélisateur travailler avec les données de dix — ou plus — écologistes de terrain, physiologistes et autres, on verra dix médiocres modélisateurs travailler sans motivation avec les pauvres données fournies par un écologiste de terrain solitaire et frustré».

Il est vrai que si le Programme Biologique International a créé une extraordinaire dynamique, il n'a pas produit de recherches montrant de façon convaincante un juste équilibre entre des données de terrain judicieusement recueillies et une modélisation exprimant une réelle synthèse de ces données. C'est, peut-être, la conséquence la plus directe de l'ambiguïté du concept d'écosystème, mais il en est deux autres non moins graves.

En premier lieu, il n'y a pas eu une bonne intégration des recherches écosystémiques et de l'écologie des populations et des communautés. La dynamique des populations comme la structuration des assemblages d'espèces ne peuvent être comprises qu'à la lumière des contraintes et des possibilités que créent les écosystèmes. Pourtant, il n'y a guère eu de recherche coordonnée dans ce but: combien de fois a-t-on étudié la structure de guildes sans mesurer les ressources par rapport auxquelles on les a définies?

En second lieu, le paradigme trophico-dynamique, en privilégiant la recherche de modèles abstraits d'écosystèmes sans lieu ni histoire, s'est révélé inadéquat pour offrir un cadre rationnel à l'étude des interactions des hommes et des espaces au sein de ce que l'on appelle «l'écosphère» depuis COLE (1971). Le développement de la «Landscape ecology» vient sans doute combler cette lacune, mais il ne faudrait pas que cela crée une nouvelle disjonction au sein de l'Ecologie.

C. Conclusion

L'ambiguïté du concept d'écosystème tient au glissement qui s'est produit d'une définition certes systémique avant l'heure, mais qui visait avant tout à désigner des «morceaux de nature», à une conception fonctionnelle de plus en plus abstraite. Elle tient en outre au fait que beaucoup d'auteurs emploient le terme pour désigner aussi bien des entités très restreintes que la biosphère entière (REINERS, 1986). Celle-ci devient «The Total Human Ecosystem» (NAVEH et LIEBERMAN, 1984). On retrouve cet usage du concept à différents échelles d'observation (correspondant, mais ce n'est pas clair, à différents niveaux d'organisation?) chez des spécialistes des écosystèmes marins comme PICARD (1985).

Ainsi, les difficultés rencontrées sont-elles largement liées à des problèmes de niveaux d'organisation et d'échelles d'analyse: comment expliciter les contraintes imposées par un écosystème fonctionnel à ses composantes, ou délimiter valablement un système fonctionnel «autonome» si les niveaux ne sont pas précisés et les échelles d'observation choisies de façon adéquate?

On comprend alors qu'à la suite d'un mouvement de pensée dont les racines sont lointaines (ROWE, 1951), mais qui s'est développé ces deux dernières décennies, des auteurs comme ALLEN et STARR (1982) ou encore NAVEH et LIEBERMAN (1984) cherchent dans une conception hiérarchique des systèmes écologiques le moyen de dépasser les difficultés actuelles. Encore faut-il que cette approche ne reste pas verbale, mais puisse provoquer des recherches concrètes.

II. Nécessité d'une conception hiérarchique des systèmes écologiques

A. La vision hiérarchique du monde

Dans son livre «*Fundamentals of Ecology*», ODUM a situé le concept d'écosystème dans une vision du monde vivant en niveaux d'organisation présentés selon la série hiérarchique suivante:

«Protoplasme - cellules - tissus - organes - système d'organes - organismes - populations - communautés - écosystèmes - biosphère».

On peut discuter de la pertinence de tel ou tel de ces niveaux, et d'autres auteurs ont présenté des séries un peu différentes. Ce qui importe ici, c'est le concept de niveau d'intégration, indissociable de l'idée que «le tout est plus que la somme de ses parties». La théorie des systèmes apparaît évidemment comme un cadre formel particulièrement adapté à la prise en compte de l'organisation hiérarchique de la nature, qui va du niveau subatomique à celui de l'univers (LASZLO, 1972; PATTEE, 1973).

L'idée de niveaux d'intégration successifs est de-

venue banale, en particulier en Biologie. En France par exemple, JACOB (1970) l'a mise en vedette en introduisant le concept d'*intégron*. Il désigne par ce terme une entité d'un niveau donné, formée par assemblage d'entités du niveau inférieur, et qui participe à la construction d'une entité de niveau supérieur.

Une telle conception, dont on conçoit l'intérêt du point de vue de l'analyse des systèmes, suppose que la réalité est organisée de façon discontinue, l'organisation se faisant par regroupements successifs d'entités dont l'ordre hiérarchique change de façon discrète. Selon ALLEN et STARR (1982), ces niveaux discrets pourraient être arbitraires, c'est-à-dire définis uniquement pour la commodité de l'analyse. Ces auteurs en viennent à poser le principe que l'organisation hiérarchique est continue, remettant en question les habitudes de pensée. Pour éclairer ce problème essentiel, il importe de préciser quelques notions d'ordre théorique.

B. Quelques aspects théoriques

Peu de temps avant que JACOB (1970) n'introduise le concept d'*intégron*, KOESTLER (1967, 1969) a défini un concept équivalent, pour lequel il propose le terme «holon». Celui-ci a été repris aussi bien par ALLEN et STARR (1982) que par NAVEH et LIEBERMAN (1984): pour les uns et les autres, le concept de «holon» est central pour une théorie de l'organisation hiérarchique.

Dans l'esprit de KOESTLER comme dans celui de JACOB, holons et intégrons correspondent à des entités réelles, tandis que ALLEN et STARR, dans un souci de généralisation, considèrent qu'on peut toujours définir arbitrairement une quelconque catégorie d'holons en choisissant *a priori* un niveau d'intégration *ad hoc*. Entités discrètes réelles ou entités arbitrairement délimitées dans un continuum, holons ou intégrons doivent pouvoir être distingués les uns des autres. Deux aspects sont à considérer.

Le premier concerne la distinction entre holons de niveaux d'intégration différents. Ce problème, particulièrement difficile, est lié à ceux que soulève le concept de «propriété émergente»; nous y reviendrons plus loin. Le second concerne la séparation des différents holons d'un même niveau hiérarchique. ALLEN et STARR (1982) définissent de tels holons «frères» par le fait qu'il ne doit exister entre eux aucune contrainte directe. Ceci est peut-être intéressant d'un point de vue théorique, mais n'est guère adapté aux réalités écologiques. Deux écosystèmes adjacents, par exemple, exercent des influences mutuelles au niveau de leur interface. Par ailleurs, chacun sait qu'au sein d'un écosystème, il existe un grand nombre de contraintes directes entre populations, qui sont pourtant de même niveau hiérarchique. Il faudrait donc que la réflexion théorique prenne en compte, à l'échelle des populations composant un écosystème, les barrières

génétiques, et, à celle des écosystèmes, les différences de physionomie aussi bien que le degré d'influence réciproque sur les processus de renouvellement. Autrement, une généralisation trop poussée risque de conduire la théorie à proposer des critères de distinction irréalistes.

L'axiome holistique pourrait s'écrire: «tout holon possède au moins une propriété émergente». Cette notion d'émergence est au cœur du débat réductionisme-holisme. Pour les tenants de la conception holistique, c'est l'existence même de telles propriétés qui permettrait de distinguer les différents niveaux d'intégration. En Ecologie, on devrait ainsi pouvoir préciser ce que sont par exemple les propriétés émergentes d'une population ou celles d'un écosystème.

SALT (1979) fait une distinction rigoureuse entre des propriétés réellement émergentes et ce qu'il appelle des propriétés «collectives» qui résultent uniquement de la sommation de propriétés individuelles additives. La production d'une population, somme des productions des individus, en serait un exemple typique.

EDSON *et al.* (1981) ont vigoureusement critiqué ce point de vue. Pour eux, toutes les propriétés sont collectives, les propriétés dites «émergentes» résultant simplement d'une combinatoire plus complexe que la sommation arithmétique ou algébrique. Il y aurait donc seulement des différences de degré dans la complexité des fonctions de composition des propriétés individuelles. Selon ces auteurs, le concept de propriété émergente n'aurait donc aucune valeur heuristique.

En fait, en ne pensant qu'en termes de fonction de composition implicitement ou explicitement mathématique, ces auteurs oublient la nature concrète des interactions biologiques. La production d'une population, par exemple, ne peut être calculée, en toute rigueur, par addition des productions d'individus isolés et indépendants: au sein d'une population, des relations compétitrices ou mutualistes font que les productions individuelles dépendent chacune du jeu de ces relations. On raisonnerait de la même manière à l'échelle d'un ensemble plurispécifique.

De façon générale, au sein d'un système écologique — population ou écosystème — les «outputs» des holons de rang inférieur qui le composent — individus, populations — sont régis au moins partiellement par les relations entre ces holons. Ces interactions fonctionnent parce que les patrimoines génétiques individuels l'autorisent: *il y a prédétermination génétique des possibilités d'interaction*, prédétermination qui résulte de l'histoire évolutive des lignées dont sont issus les organismes actuellement en présence.

En d'autres termes, il y a correspondance — à des degrés divers — entre les patrimoines génétiques individuels et ce aussi bien pour des individus de même espèce ou d'espèces différentes. Dans ce dernier cas, la correspondance des patrimoines permet non seulement des relations principalement trophiques, mais

aussi des relations qui, sans nécessairement impliquer elles-mêmes des transferts trophiques, jouent un rôle régulateur des flux de matière et d'énergie.

On voit alors l'intérêt des idées de SALT (1979) lorsqu'il écrit: «Si ces entités écologiques ont une existence dans le monde réel, alors on peut présumer que la sélection naturelle a agi sur elles en tant qu'entités. Si tel est le cas, alors ces entités doivent manifester des propriétés émergentes». A partir de là, on peut considérer comme émergente toute propriété d'un système écologique qui est produite, directement ou indirectement, par des interactions entre individus dont les héritages génétiques sont le fruit d'une coévolution, ces interactions participant elles-mêmes à la dynamique permanente de la cosélection.

On conçoit alors que tout écosystème puisse être considéré comme une entité coévolutive donnant globalement prise à la sélection naturelle, selon des modalités distinctes de la sélection darwinienne, mais évidemment en cohérence avec celle-ci (DUNBAR, 1960, 1972; DARNELL, 1970; PATTEN, 1975; BLANDIN *et al.*, 1976; BLANDIN, 1980; OTT, 1981). La figure 3, inspirée de OTT (1981), résume les conceptions de ces auteurs. Des modifications des conditions mésologiques, l'introduction ou inversement la perte de génotypes ou d'espèces, conduisent à une réorganisation des niches et des flux trophiques. Ces modifications influent sur les moyens de stabilisation et donc sur la capacité à résister à la pression d'autres écosystèmes pour l'occupation de l'espace. Selon le cas il peut y avoir persistance ou au contraire remplacement de l'écosystème par un autre ayant de meilleu-

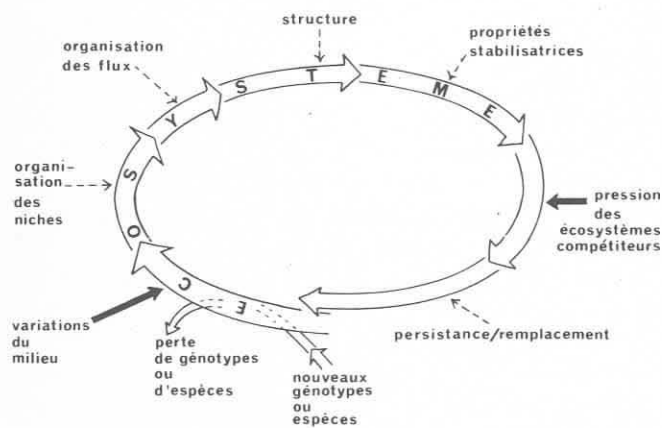


Fig. 3 - Les conséquences de l'entrée ou de la perte d'information (espèces, génotypes) dans un écosystème: la réorganisation des niches et des flux peut modifier les propriétés stabilisatrices de l'écosystème, dont la capacité de persistance est testée au travers de sa compétition pour l'occupation de l'espace avec d'autres écosystèmes (d'après OTT, 1981, modifié).

The consequences of information (species, genotypes) gain or loss in an ecosystem: niches and flows reorganization may change the stability properties of the ecosystem, the persistence ability of which is tested through competition for space with other ecosystems (adapted from OTT, 1981).

res performances en termes de transferts trophiques, de recyclage des éléments ou de moyen de résistance aux perturbations.

A l'échelle des écosystèmes, la survie différentielle s'exprime donc par des différences de persistance et non pas, évidemment, par reproduction différentielle (OTT, 1981). Cependant, le lien est étroit entre sélection à l'échelle des écosystèmes et sélection à celle des populations. En effet, l'organisation d'un écosystème crée, pour une large part, les conditions de sélection darwinienne agissant sur les populations. Réciproquement, toute modification d'une population est susceptible, par le jeu des interactions avec le reste de l'écosystème, de modifier les performances de celui-ci (fig. 4).

Ainsi, les propriétés d'un écosystème résultent d'une coadaptation progressive des héritages génétiques spécifiques par le jeu combiné de la sélection darwinienne et de la sélection inter-écosystèmes. Chaque héritage acquiert progressivement une information déterminant de plus en plus efficacement la capacité des individus qui le portent à contribuer à la persistance de l'écosystème. On voit bien alors le lien qui existe entre les concepts de coévolution et de propriété émergente.

ALLEN et STARR (1982) ont insisté sur l'intérêt qu'il y a à considérer l'organisation hiérarchique comme une série de contraintes: «les systèmes ordonnés le sont, non à cause de ce que font leurs composants, mais plutôt à cause de ce qu'ils ne peuvent faire». La figure 5 montre comment cette conception peut se combiner avec celle d'une organisation hiérar-

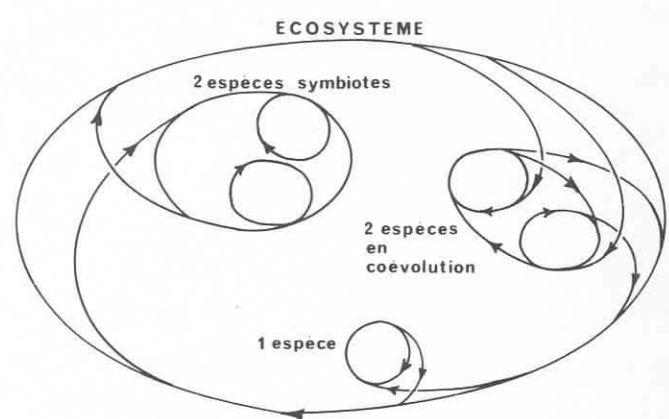


Fig. 4 - L'interdépendance des niveaux hiérarchiques. Les conditions propres à l'écosystème jouent comme forces sélectives vis-à-vis des espèces, qui en retour modifient le fonctionnement de l'écosystème. Les interdépendances jouent différemment quand on considère une seule espèce, deux espèces en coévolution ou deux espèces symbiotiques formant une entité supraspécifique (d'après OTT, 1981).

Interactions between hierarchical levels. Ecosystem properties act as selective forces in species evolution, which in turn influences ecosystem behaviour. Interactions act differently when one considers one species, two coevolving species or two symbiotic species forming a supraspecific entity (after OTT, 1981).

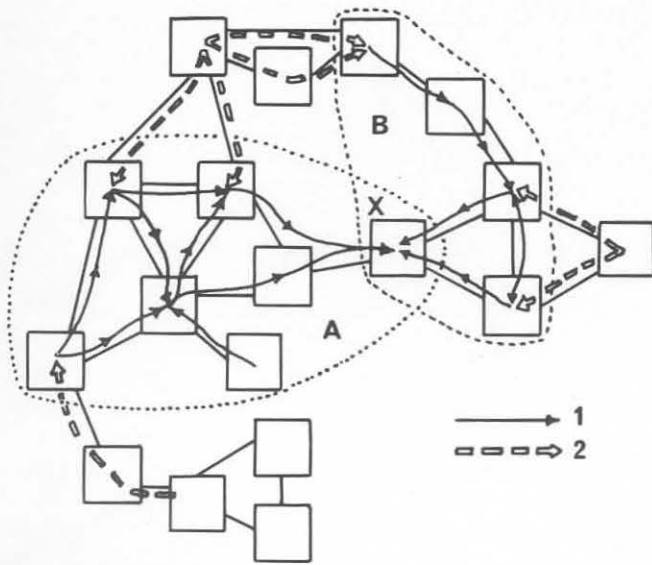


Fig. 5 - Définition arbitraire de niveaux hiérarchiques au sein d'un système et contraintes correspondantes. Un sous-système A formant un niveau arbitrairement fixé, sa composante X subit des contraintes (1) produites par ce niveau, qui lui-même subit des contraintes (2) produites par le niveau supérieur. Si X est intégrée arbitrairement dans un autre sous-système B, la configuration des contraintes change.

Arbitrary delimitation of hierarchical levels within a system and corresponding constraints. A sub-system A being an arbitrary delimited level, a component X is submitted to constraints (1) produced by this level, while A supports constraints (2) produced by the upper level. If X is arbitrarily included in another sub-system B, the configuration of constraints changes.

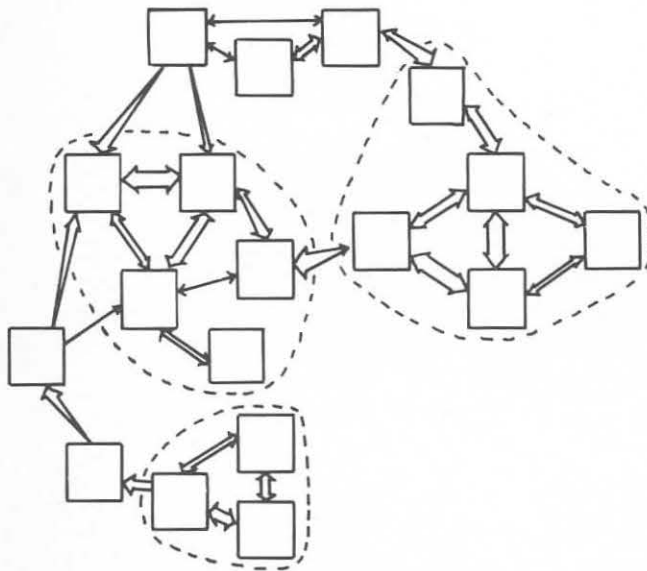


Fig. 6 - Délimitation de sous-systèmes fonctionnels au sein d'un écosystème. L'épaisseur des flèches indique la force des contraintes entre espèces. Les doubles flèches correspondent à des contraintes réciproques.

The design of functional sub-systems within an ecosystem. Arrows thickness indicates the force of constraints between species. Reciprocal constraints are indicated by double arrows.

chique, au sein de laquelle toute distinction de niveaux discrets serait arbitraire. De fait, un sous-système, étant arbitrairement délimité, on peut toujours considérer les outputs convergeant à partir de certains composants vers un autre composant comme des contraintes imposées à celui-ci par le niveau hiérarchique supérieur. D'un point de vue formel, les conceptions d'ALLEN et STARR sont donc cohérentes.

Dans un écosystème, cependant, il faut envisager un découpage en sous-systèmes ayant un sens du point de vue fonctionnel. Il faut pour cela distinguer les contraintes subies par une population selon leur force et leur degré de réciprocité. Par force d'une contrainte, on entend sa contribution plus ou moins élevée à la sélection darwinienne contrôlant la population. Lorsque deux populations exercent des contraintes mutuelles, on dira que plus les forces de ces contraintes sont voisines, plus le degré de réciprocité est élevé. Dans ces conditions, la délimitation pertinente d'un sous-système doit prendre en compte un ensemble de populations dont tout output est plus directement régulé par les relations internes que par des contraintes externes (fig. 6). Corrélativement, le devenir des héritages génétiques des populations impliquées doit être plus directement déterminé par les contraintes qu'elles s'imposent mutuellement que par des contraintes d'origine extérieure au sous-système, à moins de catastrophes.

Au terme de ces quelques considérations, il apparaît que les concepts théoriques — holons ou intégrons, propriétés émergentes, organisation hiérarchique en continuum, contraintes inter-niveaux — ne sont qu'en partie applicables aux systèmes écologiques tels que des populations, des ensembles de populations interactives et des écosystèmes. Des analyses abstraites sur des graphes théoriques ne suffisent pas, car il faut prendre en compte la réalité génétique, expression d'une coévolution passée, fondement de l'organisation actuelle et contrainte vis-à-vis du futur.

Il est certain que l'esprit humain éprouve la nécessité d'une approche hiérarchique pour appréhender efficacement la complexité du monde vivant. D'un point de vue théorique, cette approche est licite et autorise tout découpage en niveaux hiérarchiques arbitraires: au seul plan de la méthode, l'analyse hiérarchique a déjà des fondements rationnels. On peut se demander cependant si une étude des systèmes écologiques en niveaux arbitrairement définis est *a priori* fructueuse; en réalité, il y a toujours l'espoir — explicite ou implicite — que les découpages empiriques coïncident avec des niveaux d'intégration réels, à l'échelle desquels puissent être distinguées des modalités particulières de coévolution. C'est dans cet esprit qu'il faut juger les niveaux d'intégration habituellement utilisés en Ecologie.

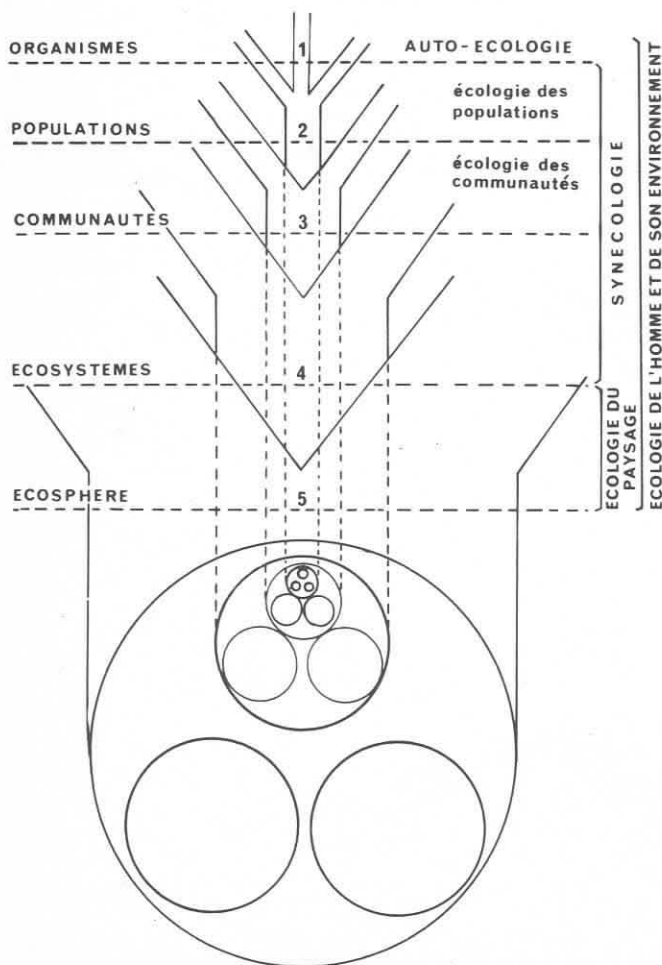
C. Les niveaux d'intégration en Ecologie

La figure 7 présente les niveaux d'intégration

communément admis en Ecologie; elle illustre bien une conception en niveaux discrets, auxquels correspondent des branches distinctes de la discipline.

Cette figure fait apparaître un niveau intermédiaire entre ceux de la population et de l'écosystème, celui de la communauté. Malheureusement, le concept de communauté est d'une grande ambiguïté. Des concepts plus précis ont donc été proposés, comme ceux de *guilde* (ROOT, 1967), de *nomocénose* (DAGET *et al.*, 1972), de *clique* (YODZIS, 1982) et de *cénon* (LAMOTTE et BLANDIN, 1985). Ils traduisent des approches différentes, qui n'ont pas toutes le même intérêt vis-à-vis d'une analyse hiérarchique, comme nous le verrons plus loin.

La figure 7 met aussi en évidence une branche récente de l'Ecologie, la «Landscape ecology» qui aborde à la fois le niveau des écosystèmes et celui de l'environnement humain total (NAVEH et LIEBERMAN, 1984). Nous avons nous-mêmes proposé de reconnaître un niveau intermédiaire, désigné par le vocable *écocomplexe* (BLANDIN et LAMOTTE, 1985). Nous en analyserons également l'intérêt et les limites.



III. Intérêt et limites du concept de cénon

A. Les assemblages plurispécifiques: une multiplicité de concepts

Un écosystème est en fait un assemblage d'organismes végétaux, animaux, bactériens, qui présentent entre eux des interactions. Ces interactions comme d'ailleurs les unités qui composent un tel assemblage sont elles-mêmes si nombreuses et si diverses qu'il convient d'y délimiter des sous-ensembles afin d'en mener efficacement l'analyse.

Beaucoup d'études ont, pour des raisons le plus souvent pratiques de collecte et d'identification, mis l'accent sur des groupements taxinomiques, définissant ainsi des *taxicénoses* qui réunissent les différentes espèces d'un groupe taxinomique déterminé. Le niveau de complexité de ces taxicénoses est d'ailleurs quelconque et peut correspondre à des genres, des familles, des ordres... On étudie ainsi les Carabiques, les Coléoptères coprophages, les Oligochètes, les Fourmis, les Rongeurs, les Singes, les Termites, les Diptères, les Oiseaux d'un écosystème. Néanmoins, de tels ensembles réunissent souvent des organismes aux écologies très diverses, de sorte qu'ils n'ont pas nécessairement une signification fonctionnelle précise. De ce fait, leur intérêt peut être assez limité.

Toutefois, il est fréquent qu'une taxicénose se caractérise par une distribution des abondances qui s'accorde à certaines lois statistiques, tendant ainsi vers certains modèles mathématiques, comme le modèle log-normal ou le modèle log-linéaire. De tels ensembles constituent des *nomocénoses* (DAGET *et al.*, 1972). Selon ces auteurs, une nomocénose traduirait l'existence d'un ensemble ordonné de fonctions réparties entre les diverses espèces qui la composent, et serait nécessairement associée à un milieu écologiquement homogène.

Cependant, la signification fonctionnelle des nomocénoses n'a jamais été prouvée. En revanche, le concept de *guilde* s'est révélé particulièrement fructueux, parce qu'il a été d'emblée défini sur des bases fonctionnelles: «Une guilde est définie comme un groupe d'espèces qui exploite la même catégorie de ressources écologiques de la même manière. Une guilde rassemble des espèces qui, sans égard à leur position taxinomique, se chevauchent de façon significative quant à leurs exigences» (ROOT, 1967). Un certain nombre d'auteurs ont en outre restreint la définition de la guilde au cas d'espèces taxinomiquement apparentées partageant un même type de ressources, bien entendu au sein d'un même écosystème.

Fig. 7 - La hiérarchie des systèmes écologiques et les disciplines correspondantes (adapté de KOESTLER, 1969, et de NAVEH et LIEBERMAN, 1984).

The ecological hierarchy and the corresponding scientific disciplines (adapted from KOESTLER, 1969, and NAVEH et LIEBERMAN, 1984).

Ce concept a été à l'origine d'un vaste ensemble de recherches sur le rôle de la compétition sur la structuration des guildes, mouvement qui tend à s'essouffler, avec la remise en cause de ce rôle trop souvent invoqué sans preuves (SALT, 1984). Par ailleurs, les guildes étant définies par rapport à une catégorie de ressources déterminée, la plus ou moins grande précision avec laquelle une catégorie de ressources est désignée modifie *ipso facto* la composition des guildes. YODZIS (1982), s'inspirant de la théorie des graphes, a proposé de lever cette ambiguïté en introduisant le concept de *clique*, qui désigne un ensemble d'espèces telles que toute paire d'espèces a au moins une ressource trophique en commun. Il semble que ce concept puisse faciliter une délimitation objective des sous-ensembles constitutifs d'un réseau trophique, mais il conduit à la distinction d'entités assez larges, peu propices à une analyse fonctionnelle détaillée. D'autres auteurs ont davantage insisté sur la notion de *groupe fonctionnel*, qui désigne des assemblages d'espèces accomplissant une même fonction au sein d'un écosystème, qu'elle soit de nature trophique ou autre, et quelles que soient les positions taxinomiques de ces espèces (voir par exemple MAC MAHON *et al.*, 1981). Ce concept a l'avantage sur celui de guildes de ne pas se limiter à un type déterminé de fonction (l'exploitation d'une catégorie de ressources), tout en conservant la souplesse, puisque la fonction peut être définie de façon plus ou moins précise: ceci permet à l'analyse de s'affiner progressivement.

En dépit de cette variété de concepts, il n'en est aucun qui se place d'emblée dans une perspective évolutionniste et prenne en compte des espèces dont les interdépendances, quelles qu'elles soient, jouent un rôle majeur dans l'évolution de chacune. C'est là où le concept de *cénon* peut présenter un certain intérêt.

B. Le concept de *cénon*

Dans une perspective évolutionniste, chaque espèce doit être considérée, au sein d'un écosystème, comme un «noeud d'interactions». La dynamique évolutive d'un assemblage d'espèces ne peut donc être comprise qu'en prenant en compte les interactions de toute nature qui les affectent. Comme nous l'avons écrit:

«On est ainsi conduit à rechercher au sein des écosystèmes des groupes d'espèces constituant des «grains d'interactions denses», que l'on peut appeler encore des «cénons», entendant par là des ensembles d'espèces ayant entre elles des interactions plus étroites

et plus systématiques qu'avec les autres espèces de la biocénose. Bien entendu, ces cénons ne sont pas indépendants les uns des autres et un écosystème constitue un assemblage de cénons interconnectés. C'est à l'échelle de tels grains d'interactions denses qu'il nous semble le plus efficace de placer l'étude des processus coévolutifs, même si la délimitation de ces cénons comporte toujours une part d'arbitraire liée à l'appréciation incertaine de la force des interactions» (LAMOTTE et BLANDIN, 1985).

Nous avons donné comme exemple le complexe formé par les papillons mimétiques du genre *Heliconius*, les *Passiflora* dont se nourrissent leurs chenilles et les autres plantes exploitées par les papillons adultes. C'est d'ailleurs cet exemple qui avait été pris par JORDAN (1981) pour répondre positivement à la question «Do ecosystems exist?».

La figure 8 en illustre un autre exemple, tiré de l'étude de BERNSTEIN et JUNG (1979) sur les espèces animales liées à la canopée d'une population d'algues géantes du genre *Macrocystis*. Comme l'expliquent ces auteurs, les relations qui existent au sein de cet assemblage d'espèces peuvent être interprétées comme le résultat d'une coévolution qui leur permet de contribuer à la persistance de l'ensemble dans un environnement instable. Bien que les relations en jeu soient essentiellement de type «compétition» et «prédation», on constate que le cénon formé par ces espèces persiste grâce à un *mutualisme indirect*, idée introduite notamment par DETHIER et DUGGINS (1984), et reprise récemment par FLETCHER (1987): un consommateur, en réduisant une ressource dominante, favorise le développement d'une ressource secondaire qui permet à d'autres consommateurs de coexister.

On peut évidemment rencontrer des cénons struc-

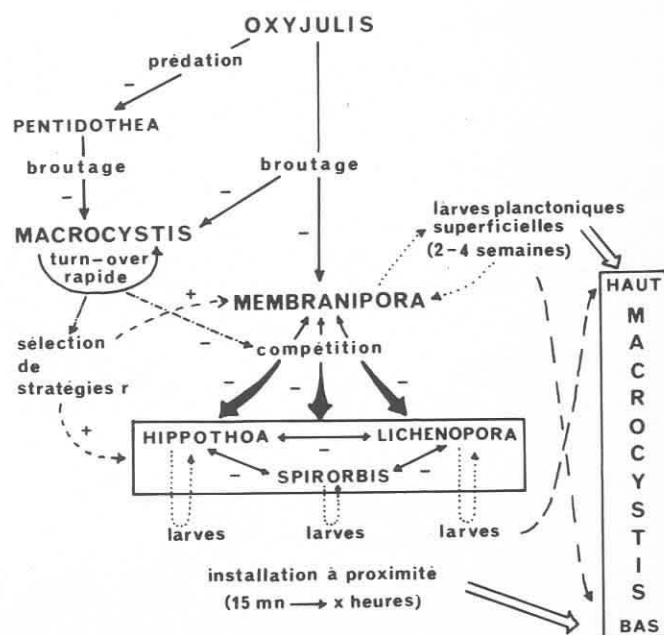


Fig. 8 - Un exemple de *cénon*: la communauté des algues géantes du genre *Macrocystis*. Figure établie d'après les données de BERNSTEIN et JUNG (1979).

An illustration of the *cénon* concept: the canopy community of the giant *Macrocystis* algae. The figure is established after the data of BERNSTEIN and JUNG (1979).

turés par des jeux d'interactions différents. Plusieurs exemples étudiés en milieu marin illustrent le rôle dominant de la prédation et de la compétition, qui peuvent conduire à une réelle persistance même en milieu instable, par l'effet du mutualisme indirect. Les cérons centrés sur les *Heliconius* mettent en jeu des interactions bien plus complexes, entre plantes et papillons, entre plantes et consommateurs d'oeufs des papillons, entre les papillons eux-mêmes qui forment des complexes mimétiques régulés par des prédateurs, etc. Quelles que soient les situations précises, ceci montre que le découpage d'un écosystème en sous-systèmes pertinents d'un point de vue fonctionnel ne peut pas toujours se contenter d'une approche trop simplificatrice en termes de guildes ou même de groupes fonctionnels.

C. Discussion

Les cérons, contrairement aux assemblages définis sur de strictes bases taxinomiques, n'ont pas de limites rigoureuses: ils traduisent seulement des différences dans l'intensité des interactions, puisqu'en réalité toutes les espèces d'un écosystème sont interdépendantes. La démarche qui conduit à délimiter un céron est donc bien celle qui cherche à reconnaître dans un système des sous-systèmes dont toute composante voit ses outputs davantage régulés par les relations internes au sous-système que par des contraintes externes (fig. 6). En outre il s'agit bien de déceler des ensembles de populations dont les interactions, en créant des contraintes fortes et à degré de réciprocité élevé, ont produit une coévolution effective.

Ceci dit, il n'est pas évident que tout écosystème soit analysable en terme d'assemblage de cérons interconnectés: selon les écosystèmes, selon leur histoire et celle des zones où ils ont évolué, des organisations diverses se sont constituées, qui n'ont pas nécessairement abouti à la mise en place d'assemblages d'espèces étroitement interdépendantes. L'organisation d'un écosystème peut traduire seulement une coévolution diffuse.

Néanmoins, la recherche de «grains d'interactions» au sein des écosystèmes est sans doute la meilleure voie pour analyser de façon rationnelle l'organisation de ceux-ci et résoudre le débat entre ceux qui croient en l'existence de propriétés systémiques globales et ceux qui n'y croient pas (SCHAFFER, 1981). Enfin, le concept de céron associe clairement la dimension purement fonctionnelle et la dimension génétique, ouvrant notamment la voie à une meilleure compréhension du rôle de la transformation des écosystèmes dans l'évolution des espèces (LAMOTTE et BLANDIN, 1985). Prenant sa place dans une conception hiérarchique des systèmes écologiques pas seulement formelle, mais soucieuse de les interpréter en tant que produits d'une histoire, ce concept pourrait donc avoir une réelle valeur heuristique.

IV. Intérêt et limites du concept d'écocomplexe

A. Origine du concept

Les divers écosystèmes qui se répartissent sur un territoire ne sont pas totalement indépendants les uns des autres, tant s'en faut. Même si elles sont d'un ordre de grandeur inférieur à celles qui existent entre les différents éléments d'un écosystème, les interactions entre écosystèmes n'en existent pas moins, et cela tout d'abord en ce qui concerne les facteurs physiques et chimiques: il est difficile de concevoir une rivière ou un étang sans le bassin versant qui l'alimente, une mer sans les fleuves qui s'y jettent, un fleuve sans ses affluents, une île sans la mer qui la borde... De la même façon beaucoup d'espèces ne sont pas limitées à un seul écosystème et leur vie peut exiger par exemple un milieu terrestre et un milieu aquatique (Insectes et Amphibiens à larves aquatiques), des milieux terrestres différents et plus ou moins distants (Oiseaux migrateurs), ou simplement des formations végétales différentes comme une forêt et un milieu herbacé (divers Oiseaux et Mammifères). L'Homme est sans doute le cas le plus spectaculaire à cet égard, puisqu'il occupe plus ou moins, dans une région donnée, tous les milieux qui s'y trouvent réunis, de la prairie à la forêt et aux lacs ou aux rivières, sans parler des écosystèmes artificiels qu'il a créés.

Beaucoup de problèmes écologiques, notamment parmi ceux qui touchent aux problèmes d'aménagement, devront donc être envisagés à une échelle plus vaste que celle de l'écosystème. Cette échelle ne peut d'ailleurs pas être définie avec précision car elle va dépendre en partie du problème que l'on veut étudier. Sur chaque territoire ainsi défini, il existe un assemblage d'écosystèmes interdépendants, ayant entre eux des échanges de matière — eau, sels dissous, sédiments, matière organique — et d'organismes vivants — propagules végétales, animaux —. Ces assemblages ont été modelés par une histoire écologique commune, à laquelle se surajoute souvent une histoire humaine particulière, qui a conduit à une artificialisation plus ou moins poussée des milieux et à des modifications du réseau des interdépendances entre écosystèmes. Nous avons proposé de désigner par le terme d'*écocomplexe* de tels assemblages d'écosystèmes, considérant qu'ils forment, à l'échelle des territoires, un niveau d'intégration supérieur (BLANDIN et LAMOTTE, 1985).

L'étendue d'un écocomplexe n'a évidemment pas de superficie définie *a priori*. On peut lui fixer comme limites celles au-delà desquelles les échanges et les interactions deviennent d'importance négligeable. L'ensemble d'un lac ou d'une rivière et de son bassin versant peuvent constituer un écocomplexe typique, ou encore l'ensemble des haies et des prés d'un bocage, ou des savanes et des galeries forestières d'une région (fig. 9). On remarquera donc qu'un écocomplexe

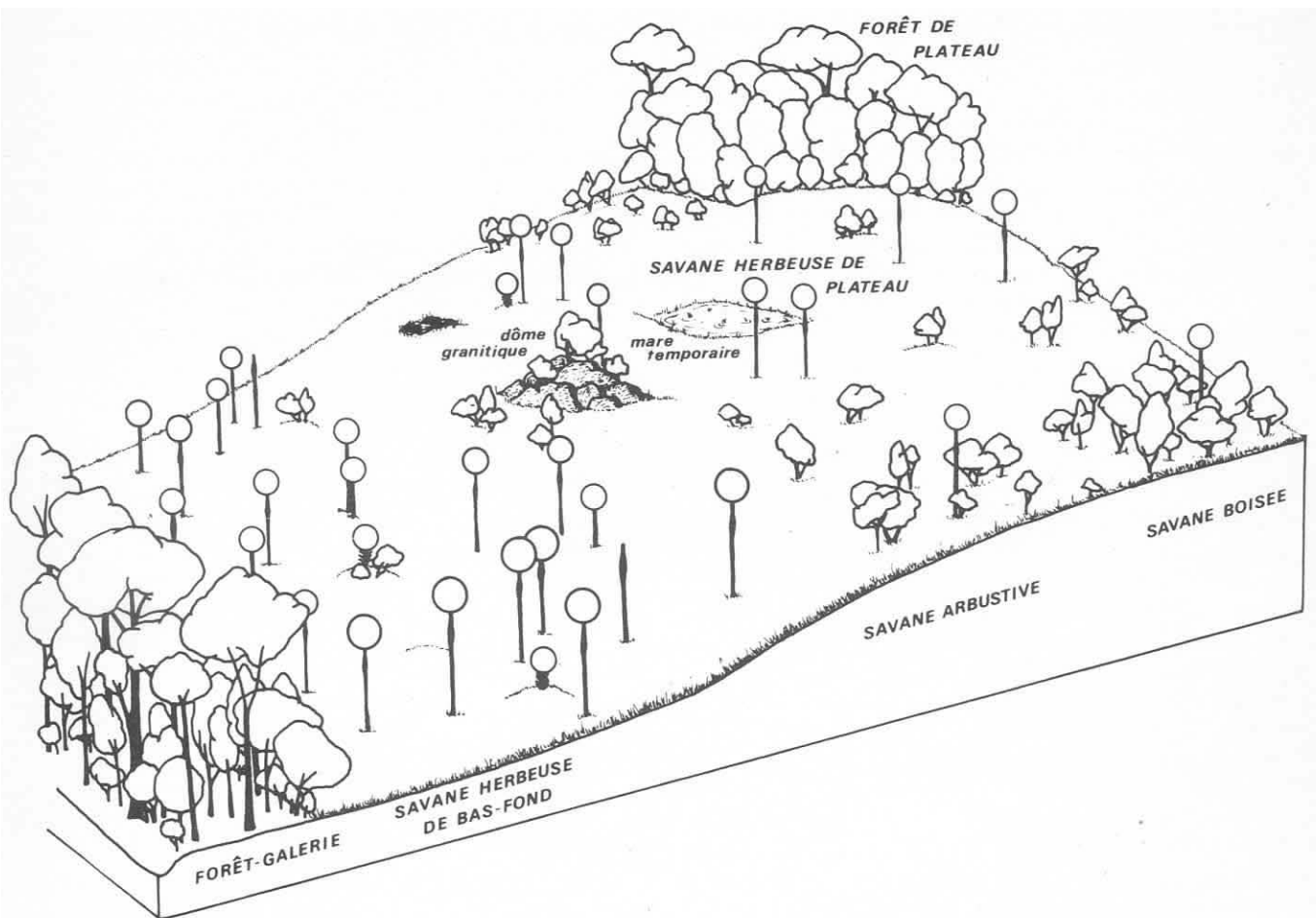


Fig. 9 - Un exemple d'écocomplexe: la mosaïque forêts-savanes de la région de Lamto (Côte-d'Ivoire).

An illustration of the ecocomplex concept: the mosaic of forests and savannas in the Lamto area (Ivory Coast).

xe diffère totalement d'un *biome*, regroupement par l'esprit des divers écosystèmes d'un même type mais souvent dispersés à travers le monde. L'écocomplexe est, comme l'écosystème lui-même, une unité de fonctionnement, définie par l'association de plusieurs écosystèmes de types différents.

B. Valeur heuristique

L'intérêt de la notion d'écocomplexe est de mettre l'accent sur le *fonctionnement* du système et de ne pas en limiter l'étude à une description comme peut l'être celle d'un paysage, unité géographique qui correspond topographiquement à l'écocomplexe. Ajoutons que l'écocomplexe, entité définie par des écologistes, ne saurait être considéré sans l'ensemble des êtres vivants qui le constituent — végétation et peuplement animal, homme y compris —.

Au plan terminologique, le vocable «écocomplexe» évite l'ambiguïté du mot «landscape» et de son équivalent français «paysage» dont les définitions habituelles soulignent bien qu'il s'agit d'espaces tels qu'ils sont perçus par un observateur avec sa sensibilité propre.

Au plan conceptuel, en évoquant la nature écologique — c'est-à-dire spatiale, temporelle et relationnelle — des assemblages d'écosystèmes, le terme d'écocomplexe désigne ceux-ci exclusivement en tant qu'objets d'une analyse systémique. Bien entendu, il n'exclut pas la répétitivité spatiale de motifs structuraux faits d'assemblages particuliers d'écosystèmes, mais il ne l'impose pas: c'est la combinaison d'une structure et d'un fonctionnement propres, issus d'une histoire particulière, qui fonde la réalité d'un écocomplexe.

Le principal intérêt de ce concept est de mettre l'accent sur l'existence d'une structure spatiale à une échelle différente de celle des écosystèmes, d'un fonctionnement qui présente des traits propres à cette échelle, et d'une dynamique de renouvellement faisant le cas échéant appel à des mécanismes impliquant la présence simultanée d'écosystèmes de types différents.

Au plan structural, le concept d'écocomplexe met en relief l'importance des phénomènes d'interfaces et de disposition relative des différents écosystèmes, des distances entre écosystèmes de même nature et de leur degré de connectivité.

Au plan fonctionnel, ce concept attire l'attention sur les flux inter-écosystèmes, qu'ils soient purement physico-chimiques — flux hydriques, flux atmosphériques — ou biologiques. Dans ce dernier cas, il permet d'analyser de façon cohérente les dynamiques des espèces qui sont liées à l'exploitation, successive ou simultanée, de différents écosystèmes. Il y a là une problématique qui est perçue de plus en plus clairement: notamment parce que certaines espèces «clés» ne peuvent survivre que grâce à l'existence simultanée d'écosystèmes représentant les étapes successives d'une même succession, le renouvellement des écosystèmes est lié au maintien d'une suffisante hétérogénéité (FRANKEL et SOULÉ, 1981; BLONDEL, 1986). Il existe donc une forme d'organisation spatio-temporelle dont rend compte le concept de *métaclimax* (BLONDEL, 1986); on peut le définir de la façon suivante, en tenant compte de celui d'écocomplexe:

«Au sein d'un écocomplexe, les écosystèmes représentant les divers stades successionnels d'une même série dynamique (...) forment un métaclimax si leur agencement spatial assure une connectivité suffisante pour qu'en chaque point la succession puisse arriver à son terme, selon une dynamique spontanée qui contribue ainsi à la pérennité de l'ensemble» (BLANDIN, 1986).

Ainsi, non seulement le concept d'écocomplexe peut-il fournir un cadre rationnel pour l'analyse des territoires en vue de leur gestion, mais encore définit-il l'échelle pertinente pour analyser, d'un point de vue fondamental, la dynamique du renouvellement des écosystèmes.

C. Considérations critiques

Ce n'est pas parce qu'une certaine échelle spatiale — celle du paysage — se révèle utile pour analyser certains phénomènes qu'il lui correspond nécessairement un niveau d'intégration réel. On doit donc se demander si le concept d'écocomplexe coïncide avec une certaine réalité.

Il est clair qu'à l'échelle d'un bassin versant par exemple, le cycle de l'eau crée de fortes dépendances des milieux aquatiques vis-à-vis des milieux terrestres, mais il s'agit de relations à faible degré de réciprocité. A court terme, les sorties hydriques et chimiques d'un écocomplexe peuvent être considérées comme de simples phénomènes additifs. Cependant, il n'est pas certain que cette échelle de temps convienne pour définir correctement les phénomènes. A l'échelle temporelle correspondant à la dynamique successionale, la structure générale de l'écocomplexe est régulée par les interactions qui assurent cette dynamique et les outputs hydriques et donc chimiques sont eux-mêmes régulés, leurs caractéristiques exprimant l'équilibre bio-rhéxistatique entre la couverture végétale, sa dynamique et celle des processus géomorphologiques.

Même si les phénomènes en jeu à cette échelle spatio-temporelle n'ont pas d'incidence coévolutive forte, car ils contribuent plutôt globalement à la coévolution diffuse, il est clair que certaines espèces végétales et animales ne sont maintenues dans un écocomplexe que grâce à la persistance de sa structure: ce sont les espèces associées à certaines interfaces et celles qui dépendent obligatoirement de plusieurs écosystèmes. Ces espèces sont donc porteuses d'un héritage génétique qui exprime cette dépendance vis-à-vis de la structure de l'écocomplexe: elles peuvent logiquement être considérées comme des «propriétés émergentes».

Enfin, il ne faut pas oublier que l'écocomplexe se situe à l'échelle des actions humaines, dont les conséquences peuvent être aussi bien une transformation profonde qu'une régulation stabilisante, dont les différentes formes d'outputs — flux de matière, espèces particulières — sont l'expression.

On peut donc conclure qu'en première approximation, et à condition de se situer aux bonnes échelles d'espace et de temps, le concept d'écocomplexe pourrait effectivement correspondre à un niveau d'intégration réel des systèmes écologiques.

Conclusions

Reprenant les perspectives ouvertes par MAC MAHON *et al.* (1978, 1981), nous pouvons admettre que la réalité consiste uniquement en un déroulement temporel d'événements affectant des organismes individuels eux-mêmes producteurs d'événements. Ces individus sont chacun porteurs d'un héritage génétique. L'évolution a construit ces héritages et déterminé leur degré «d'inter-signification», c'est-à-dire les possibilités d'interactions entre individus.

C'est parce que ces héritages rendent hautement probable, pendant une durée déterminée, la répétition de certains types d'événements qu'à l'échelle de cette durée, nous percevons à chaque instant une forme re-connaissable d'occupation de l'espace par des individus répertoriés, forme qui se perpétue approximativement à l'identique pendant la durée considérée.

Populations, cérons, écosystèmes et écocomplexes ne sont pas de simples découpages arbitraires de cette réalité. Il sont l'expression même du lien dynamique qui associe de façon durable cette forme et les fonctionnements qu'elle produit et qui la reproduisent. Ces niveaux d'intégration traduisent la structure d'une information — contenue dans les héritages génétiques — qui est elle-même hiérarchisée à la suite d'effets sélectifs différenciés, produits avec des intensités variées par le jeu des relations intra- et interspécifiques.

* * *

L'habitude de concevoir les écosystèmes sans épaisseur historique et de les analyser en se limitant aux interactions à court terme a certainement facilité le développement d'approches formelles débouchant sur la construction de modèles provisoirement satisfaisants pour l'esprit. Mais ces modèles sont insuffisamment réalistes. Comme l'a souligné RICKLEFS (1987), les écologistes doivent maintenant intégrer l'histoire dans leurs analyses structurales et fonctionnelles.

L'analyse hiérarchique, dans le cadre du formalisme de la théorie des systèmes, n'est au mieux qu'une méthode: elle ne peut donc être seule à l'origine d'un paradigme qui prendrait le relai du paradigme écosystémique et trophico-dynamique. S'il faut rechercher un nouveau paradigme, c'est dans l'articulation de l'écologie fonctionnelle et des théories évolutionnistes qu'il faut le faire. Il ne saurait donc y avoir rejet de l'analyse structurale et fonctionnelle classique: elle fournit le cadre indispensable pour analyser les contraintes directes et indirectes qui s'exercent entre populations à diverses échelles d'espace et de temps. En revanche, c'est bien l'analyse des interactions en termes de contraintes évolutives qui peut maintenant ouvrir de nouvelles perspectives à l'Ecologie. C'est alors que celle-ci contribuera pleinement au renouvellement des théories de l'Evolution.

Bibliographie

- ALLEN T.F.H., STARR T.B., 1982 - Hierarchy: perspectives for ecological complexity. University of Chicago Press, Chicago.
- ANDERSSON F., 1980 - Ecosystem research within the swedish coniferous forest project. In: PERSSON, T. (ed.), Structure and Function of Northern Coniferous Forests. An Ecosystem Study. *Ecol. Bull.* (Stockholm), 32: 11-23.
- BERNSTEIN B.B., JUNG N., 1979 - Selective pressures and coevolution in a kelp canopy community in southern California. *Ecol. Monogr.*, 49: 335-355.
- BLANDIN P., 1980 - Evolution des écosystèmes et stratégies cénotiques. In: BARBAULT R., BLANDIN P., MEYER J.A., (Eds.), Recherches d'Ecologie théorique. Les stratégies adaptatives. Maloine, Paris: 221-235.
- BLANDIN P., 1986 - Bioindicateurs et diagnostic des systèmes écologiques. *Bull. Ecol.*, 17: 215-307.
- BLANDIN P., BARBAULT R., LECORDIER C., 1976 - Réflexions sur la notion d'écosystème: le concept de stratégie cénotique. *Bull. Ecol.*, 7: 391-410.
- BLANDIN P., LAMOTTE M., 1985 - Ecologie des systèmes et aménagement: Fondements théoriques et principes méthodologiques. In: LAMOTTE M., (Ed.), Fondements rationnels de l'aménagement d'un territoire. Masson, Paris: 139-162.
- BLONDEL J., 1986 - Biogéographie évolutive. Masson, Paris.
- BOURLIÈRE F., LAMOTTE M., 1978 - La notion d'écosystème. In: LAMOTTE M., BOURLIÈRE F., (Eds.), Problèmes d'écologie: écosystèmes terrestres. Masson, Paris: 1-16.
- COLE L.C., 1971 - The ecosphere. In: EHRLICH P.R., HOLDREN J.P., HOLM R.W., (Eds.), Man and the Ecosphere. Readings from Scientific American. W.H. Freeman, San Francisco: 11-16.
- DAGET J., LECORDIER C., LÉVÊQUE C., 1972 - Notion de nomocénose: ses applications en écologie. *Bull. Ecol.*, 3: 448-462.
- DARNELL R.M., 1972 - Evolution and the Ecosystem. *Am. Zool.*, 10: 9-15.
- DETHIER M.N., DUGGINS D.O., 1984 - An «indirect commensalism» between marine herbivores and the importance of competitive hierarchies. *Am. Nat.*, 124: 205-219.
- DICASTRI F., 1982 - L'écologie: naissance d'une science de l'homme et de la nature. *Hérodote*, 26: 67-77.
- DUNBAR M.J., 1960 - The evolution of stability in marine environments: natural selection at the level of the ecosystem. *Am. Nat.*, 94: 129-136.
- DUNBAR M.J., 1972 - The ecosystem as a unit of natural selection. *Trans. Conn. Acad. Arts Sci.*, 44: 111-130.
- DUVIGNEAUD P., 1980 - La synthèse écologique. Doin, Paris.
- EDSON M.M., FOIN T.C., KNAPP C.M., 1981 - «Emergent properties» and ecological research. *Am. Nat.*, 118: 593-596.
- FLETCHER W.J., 1987 - Interactions among subtidal Australian sea urchins, gastropods, and algae: effect of experimental removals. *Ecol. Monogr.*, 57: 89-109.
- FRANKEL O.H., SOULE M.E.I., 1981 - Conservation and evolution. Cambridge University Press, Cambridge.
- JACOB F., 1970 - La logique du vivant. Gallimard, Paris.
- JORDAN C.F., 1981 - Do ecosystems exist? *Am. Nat.*, 118: 284-287.
- KOESTLER A., 1967 - The ghost in the machine. MacMillan, New York.
- KOESTLER A., 1969 - Beyond atomism and holism - the concept of the holon. In: KOESTLER A., SMITH J.R., (Eds.), Beyond Reductionism: New Perspectives in the Life Sciences. Hutchinson of London: 192-216.
- KUHN T.S., 1970 - *The Structure of Scientific Revolutions*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- LAMOTTE M., BLANDIN P., 1985 - La transformation des écosystèmes cadre et moteur de l'évolution des espèces. In: BULLINI L., FERRAGUTI M., MONDELLA F., OLIVIERO A., (Eds.), La vita e la sua storia, stato e prospettiva degli studi di genetica. Scientia, Milan: 161-190.
- LASZLO E., 1972 - Introduction to Systems Philosophy: Toward a New Paradigm of Contemporary Thought. Harper Torchbooks, New York.
- LEGENDRE L., LEGENDRE P., 1979 - Ecologie numérique. 2 vol. Masson, Paris.
- LINDEMAN R.L., 1941 - Seasonal food-cycle dynamics in a senescent lake. *Amer. Midl. Nat.*, 26: 636-673.
- LINDEMAN R.L., 1942 - The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23: 399-418.
- MACMAHON J.A., PHILLIPS D.L., ROBINSON J.V., SCHIMPF D.J., 1978 - Levels of Biological Organization: An Organism-Centered Approach. *Bio Science*, 28: 700-704.
- MACMAHON J.A., SCHIMPF D.J., ANDERSEN D.C., SMITH K.G., BAYN R.L. Jr., 1981 - Organism-Centered Approach to Some Community and Ecosystems Concepts. *J. theor. Biol.*, 88: 287-307.
- NAVEH Z., LIEBERMAN A.S., 1984 - Landscape Ecology. Theory and Application. Springer-Verlag, New York.
- ODUM E.P., 1959 - Fundamentals of ecology. 2d ed. Saunders, Philadelphia.
- OTT J.A., 1981 - Adaptive Strategies at the Ecosystem Level: Examples from Two Benthic Marine Systems. *P.S.Z.N.I. Marine Ecology*, 2: 113-158.
- PATTEE H.M. (Ed.), 1973 - Hierarchy Theory: The Challenge of Complex Systems. George Braziller, New York.
- PATTEN B.C., 1975 - Ecosystem as a co-evolutionary unit: a theme for teaching systems ecology. In: INNIS G.S. (Ed), New directions in the analysis of ecological systems. Part. 1. Society for Computer Simulation, La Jolla, California: 1-8.
- PICARD J., 1985 - Réflexions sur les écosystèmes marins benthiques: hiérarchisation, dynamique spatio-temporelle. *Téthys*, 11: 230-242.
- REINERS W.A., 1986 - Complementary models for ecosystems. *Am. Nat.*, 127: 59-73.
- RICKLEFS R.E., 1987 - Community Diversity: Relative Roles of Local and Regional Processes. *Science*, 235: 167-171.

- RICOU G., 1978 - La prairie permanente du nord-ouest français. In: LAMOTTE M., BOURLIÈRE F., (Eds.), Problèmes d'Ecologie: Ecosystèmes terrestres. Masson, Paris: 17-74.
- ROOT R.B., 1967 - The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* 37: 317-350.
- ROWE J.S., 1951 - The level of integration concept and ecology. *Ecology*, 42: 420-427.
- SALT G.W., 1979 - A comment on the use of the term *emergent properties*. *Am. Nat.*, 113: 145-161.
- SALT G.W., (Ed.), 1984 - Ecology and evolutionary Biology. A round table on research. The University of Chicago Press, Chicago.
- SCHAFER W.M., 1981 - Ecological abstraction: the consequences of reduced dimensionality in ecological models. *Ecol. Monogr.*, 51: 383-401.
- TANSLEY A.G., 1935 - The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16: 284-307.
- YODZIS P., 1982 - The compartmentation of real and assembled ecosystems. *Am. Nat.*, 120: 551-570.